

Az arbuszkuláris mikorrhiza szimbiózis néhány problémája

A talajmikrobiológiának mindezeideig egyik legizgalmasabb kutatási területe a magasabb rendű növények és a gyökérrégiókban élő mikroorganizmusok kölcsönös kapcsolata. A talajmikrobiológiai szakirodalomban ez a jelenség rizoszféra effektus néven ismeretes, amely a növényi gyökér, valamint a baktériumok és gombák közötti különböző kölcsönhatásokat foglalja magában. A mikotrófia, azaz a növényi gyökér szimbiota gombákkal történő együttélése a rizoszféra integráns részét képezi (LYNCH, 1990). A gyökerekben elsőként Schleiden figyelt meg és ábrázolt közleményében gombafonalakat 1842-ben, amikor is a *Neottia nidus avis L. orchidea* növényt vizsgálta. Megfigyelésének jelentőségét akkor még nem ismerte fel, s ezért a mikorrhiza kutatások úttörőjeként FRANKOT (1885) tartják számon. Tőle származik a "mikorrhiza", azaz a gombás gyökér elnevezés, s már akkor feltételezte, hogy a gombák hifafonalai a gyökérszőrök funkcióját töltik be. Ezt alátámasztotta STAHL (1900) is, aki megállapította, hogy a mikotrofiás együttélés javítja a fás növények nedvesség- és tápanyagfelvételét. Ezt a hipotézist tette magáévá HATCH (1936), valamint ROUTIEN és DAWSON (1943) is. Ők ezt a jelenséget a gombahifák által meg-növelt felvevő felület, valamint gombák légzése folyamán termelődő CO₂ kiválasztásával, illetve a talajnedvesség tápanyagoldó képességének fokozásával magyarázták. A felhalmozódó ismeretanyag alapján STAHL (1900) már több mint 900, a magasabb rendű növények szinte minden nagyobb rendszertani egy-

ségét képviselő növényfaj gyökérzetén nem parazita talajgomba előfordulásáról közöl adatokat.

A fentiek alátámasztani látszanak MISUSZTIN és EMTSEV (1984) feltételezését, amely szerint a mikotrófia hosszú evolúció eredménye. A növény fennmaradása a zavartalan tápanyag- és vízellátástól függ, amelyet a gyökérszimbiota gombapartner kedvezőtlen ökológiai feltételek között képes elősegíteni. Ugyanakkor a gomba mint heterotrof szervezet, szerves tápanyagforráshoz juthat a gyökérzet révén. A szimbiózis kialakulása lényeges mértékben függ a talajsajátosságoktól. Jó tápanyagtökével rendelkező talajokban a mikotrofiára a növény kevésbé van ráutalva, mint tápanyagban szegény talajokban. A társulásban résztvevő gombák viszont ritkán tudnak megélni a talajban a növénytől függetlenül. Az elmondottakat igazolják HENNING és HENNING (1960) becslései, amelyek szerint a magasabb rendű növényfajok mintegy 90 %-ánál megfigyelhető a mikotrofiás együttélés valamilyen formája.

A természetben a mikotrofiás szimbiózis különböző típusaival találkozunk. Közülük leginkább a vezikuláris-arbuszkuláris (a továbbiakban VA) típus van elterjedve. KENDRICK és BERCH (1985) szerint mintegy 300.000 növényfaj képes ilyen jellegű szimbiózisra, míg az együttélésben résztvevő gombafajok száma eléri a 120-at (SCHENCK & PEREZ, 1987). GERDEMANN (1975) csupán a káposztafélék (*Brassicaceae*), libatopfélék (*Cenopodiaceae*), keserűfűfélék (*Polygonaceae*), és sásfélék (*Cyperaceae*) csa-

ládokhoz tartozó növényeket sorolja fel a légyszárú növények közül, mint olyanokat, amelyeknek a gyökérzetében a VA-szimbiózis ritkán figyelhető meg. A VA-mikorrhiza gyakoriságának magas arányát a többi mikorrhiza típusokkal szemben egyes szerzők (SAFIR, 1987), azzal magyarázzák, hogy a zigomiceta (korábban fikomiceta) elnevezésű gombák filogenetikai szempontból a legprimitívebbek, s így az evolúció szempontjából ezek úttörő szervezetek a mikotrofia kialakulásának szempontjából.

A VA mikorrhiza gombák felfedezése

A VA-mikorrhiza gombák intenzív kutatása századunk közepétől számítható. A kutatások során felhalmozódó ismeretanyag felhívta a figyelmet arra a rendkívüli szerepre, amelyet a mikotrofiás szimbiózis jelentett a növényvilág evolúciója szempontjából. A VA-mikotrofiával kapcsolatos közlemények száma már 1987-ben meghaladta a hatezret (SAFIR, 1987), s napjainkig megközelítőleg tízezer dolgozatot közöltek a kutatók e témakörben. Ma már szinte bolygónk minden régiójában kimutatták jelenlétüket a legkülönbözőbb éghajlati és talajzónákban. A téma jelentőségét az is alátámasztja, hogy az Európai Közösség nemzetközi szinten is koordinálja az ide tartozó kutatásokat (COST 8.10 Project).

Az endomikorrhiza gombák előfordulásáról a gyökérrégióban elsőnek PEYRONEL (1922) adott hírt, aki a gabonafélék gyökérbetegségeit tanulmányozta. Megfigyelte, hogy a gyökér sejtjeiben előforduló zigomiceta gombák nincsenek kapcsolatban kóros infekcióval, sőt az egészséges növény életének természetes velejárói. Ezt követően hasonló jelenséget állapított meg a kétszikű növényeknél is (PEYRONEL, 1923). Kimutatta továbbá, hogy a sejtekbe behatoló gombahifák sa-

játságos képződményeket hoznak létre, amelyeket vezikulumoknak és arbuszulumoknak nevezett el.

PEYRONEL felfedezését számos kutató vizsgálatai támasztották alá. Ezek a tanulmányok részben a különböző növények endomikotrofiájáról közöltek adatokat, részben pedig eltérő éghajlati és talajviszonyok között írták le ezt a jelenséget. Így JONES (1924) VA-mikotrofiát figyelt meg a pillangós virágú növényeknél, megállapítva, hogy ez a jelenség igen elterjedt a borsó, herefélék, lucerna és más pillangósok között. Megfigyeléseit megerősítették SAMUEL (1926) kutatásai is, aki Ausztrália déli részén honos pillangós fajok közül 27, pázsitfűféléknél pedig 30 faj esetében állapított meg VA-mikotrofiát. RAYNER (1935) szerint az endomikorrhizás mikotrofia a természetben igen elterjedt jelenség, különösképpen a pázsitfűféléknél majdnem minden esetben kimutatható. Az endomikorrhiza zigomiceták elterjedését a különböző földrajzi régiókban számos kutató (REED & FRÉMONT, 1934; BERKLEY, 1936; RICHARDS & MCKAY, 1936; SABET, 1939, stb.) vizsgálatai támasztották alá.

Magyarországon SZÉCSI és munkatársai (1989) vizsgálták elsőnek a VA-endofita gombákat. Monokultúrában termesztett kukorica alól vett talajmintákban *Acaulospora*, *Gigaspora* és *Glomus* nemzetséghez tartozó gombák azigospóráit, illetve klamidospóráit sikerült kimutatniuk. VÖRÖS és SZEGI (1991, 1992), VÖRÖS és munkatársai (1993a, 1993b) rekultiváció alatt álló bányászati hányóföldekben tanulmányozták az árpa és kukoricagyökér VA-gombákkal történő fertőzési gyakoriságát, valamint *Glomus* és *Gigaspora* nemzetséghez tartozó spórákat mutattak ki. A VA-endofiták vizsgálati módszertanáról SZEGI (1989) készített tanulmányt.

Az endomikorrhiza gombák rendszerezése

Az endomikorrhiza gombák sejtjein belüli képződményeik alapján két típust szoktak megkülönböztetni, nevezetesen a peloton (peloton = gombolyag) típust, valamint a vezikuláris-arbuskuláris (vesiculum = hólyagocska, arbusculum = fáscka) típusokat.

A gomba rendszertanban alkalmazott taxonómiai egységek ugyancsak alapjául szolgálhatnak az endomikorrhiza gombák megkülönböztetésének. Ilyen alapon beszélhetünk zigomicetoid (fikomicetoid), aszkomicetoid és bazidiomicetoid mikotrofiáról. Az endomikorrhiza csoporton belül a vezikuláris-arbuskuláris együttélési típus elsősorban a zigomicetákra jellemző, míg a pelotonképző gombák a bazidiumos gombák közül kerülnek ki.

Történtek kísérletek a magasabb rendű növények rendszertani hovatartozására épülő mikorrhiza elkülönítésre. Így ismertek monotropoid, orchidoid, ericoid, arbutoid mikorrhiza csoportok (HARLEY & SMITH, 1983). Hátránya ennek a csoportosításnak, hogy egyes esetekben ugyanazon növény gyökérzetén egyidejűleg több mikorrhiza típus is előfordulhat.

A VA-mikorrhiza gombák rendszerezését megalapozva BUTLER (1939) részletes jellemzést adott a VA-mikorrhiza gombák morfológiai sajátosságairól és PEYRONEL (1924) javaslatát továbbfejlesztve ezeket a szimbiontákat az *Endogone* taxonómiai csoportban egyesítette, BUTLER javasolta az *Endogonaceae* család fogalmát ezek rendszerezésére, amely a későbbiekben széles körben elterjedt. Később GERDEMANN és TRAPPE (1975) kialakították a VA-mikorrhiza gombák részletes, a közelmúltig használatos taxonómiai egységeit. Ez a rendszerezés a gyökérfelületen képződő és a talajba hatoló ún. emissziós (extramatrikális) micéliumok egyes hifáinak végén előforduló spórák, illetve a spóra nyak morfológiai

sajátságaira épül (MOSSE & BOWEN, 1968). A morfológiai elveken nyugvó osztályozást megnehezíti, hogy a spórák alakja és mérete azok korától függően is változhat (ABBOT & ROBSON, 1979).

GERDEMANN és TRAPPE (1975) az ide tartozó gombákat az *Endogonaceae* családhoz sorolták, amely hét genusz, (*Acaulcspora*, *Endogone*, *Gigaspora*, *Glaziella*, *Glomus*, *Medicella*, *Sclerocystis*) foglal magában. Később AMES és SCHNEIDER (1979) az *Entrophosphora*, WALKER és SANDERS (1986) pedig a *Scutellospora* nemzetségekkel bővítette az *Endogonaceae* családot. Ugyanakkor TRAPPE és SCHENK (1982) a *Medicella*, GIBSON és munkatársai (1986) a *Glaziella* genuszokat kivették az említett családból. SCHENK és PEREZ (1987) szerint az *Endogonaceae* családhoz mintegy 170 faj tartozik, közülük 50 fajt a *Glomus* nemzetségben belül tartanak nyilván. BAGYARAJ (1991) szerint az *Endogone* nemzetséghez tartozó fajok nem képesek mikotrofiás szimbiózisra a magasabb rendű növényekkel.

A közelmúltban az endomikorrhiza gombák rendszerezésében lényeges változást eredményezett MORTON (1988, 1990a), valamint MORTON és BENNY (1990) munkássága. Nevezettek elsősorban filogenetikai szempontok figyelembevételével, kialakították a *Glomales* rendet. Ide sorolták mindazokat a gombákat, amelyek obligát szimbiózist alakítanak ki a magasabb rendű növények gyökérzetével, s legalább arbuskulumokat tudnak képezni. Újabban az ide tartozó gombákat ezért az arbuskulumos gombák (AM) gyűjtőfogalomba sorolják. A *Glomales* rendet két alrendre osztották, azaz a *Glomineae* és a *Gigasporineae* alrendekre. A két alrend közötti alapvető különbség abban van, hogy az előbbihez tartozó endofiták mind arbuskulumokat, mind pedig vezikulumokat képeznek, a *Gigasporineae*-hez tartozóak viszont csak arbuskulumokat.

A továbbiakban a *Glomineae* alrenden belül két családot alakítottak ki, az *Acaulosporaceae*-t és a *Glominaceae*-t. Ezek elkülönítése a fertil hifák végén lévő spóráképző zsák nyakának morfológiai különbségei alapján történt. A *Gigasporineae* alrendhez egyetlen család, a *Gigasporaceae* tartozik. A továbbiakban a *Glominaceae* családhoz két nemzetséget, (*Glomus*, *Sclerocystis*), az *Acaulosporiaceae* családhoz további két genust (*Acaulospora*, *Entrophosphora*) soroltak. Hasonlóan két nemzetséget (*Gigaspora*, *Scutellospora*) foglal magában a *Gigasporaceae* család is. STUESSY (1992) részletesen ismerteti a fenti csoportokhoz tartozó endofiták klasszifikációjánál a fenetikus, kladisztikus és filetikus alapokon nyugvó diagnosztizálás problémáit, majd arra hívja fel a figyelmet, hogy egy kvantitatív alapokon nyugvó osztályozási rendszerben mind a fenetikus, mind pedig a filetikus diagnosztizálásnak helye van.

A különböző ökológiai tényezők hatása a VA-mikorrhiza gombák elterjedésére

A Föld különböző régióiban végzett vizsgálatok egyértelműen tanúsítják, hogy az ökológiai feltételek alapvető mértékben hatnak a mikotrofiás együttélés gyakoriságára. Az alábbiakban rövid áttekintést adunk a legfontosabb környezeti faktoroknak a VA-mikotrofiára kifejtett hatásáról.

A VA-mikotrofia kialakulására lényeges befolyást gyakorol a hőmérséklet. FURLAN és FORTIN (1973) szerint az infekció és a sporuláció gyakoriságára a magas talajhőmérséklet kedvező. SCHENCK és SCHRÖDER (1974) szerint ezek a folyamatok 28-34 °C közötti hőmérsékleten mennek végbe legintenzívebben. Ezzel magyarázzák, hogy a VA-mikorrhizás szimbiózis trópusi talajokban a legintenzívebb. Mások ezzel szem-

ben arra hívják fel a figyelmet, hogy a különböző gombafajok hőmérséklettel szembeni toleranciája eltérő (DANIELS & TRAPPE, 1980). Azt nem sikerült egyértelműen kimutatni, hogy a különböző éghajlati zónákban a VA-endofita szimbiózisban résztvevő gombafajok minden esetben specifikusak, azonban az feltételezhető, hogy az egyes fajoknak különböző ökotípusai léteznek, amelyek alkalmazkodtak életterük hőmérsékleti körülményeihez (SCHENCK et al., 1975).

A talaj nedvességtartalma - mint közismert - alapvetően meghatározza a növénytakaró összetételét, mind mennyiségi, mind pedig minőségi szempontból. Ez kihat a VA-mikotrofia kialakulására és az infekció gyakoriságára, jóllehet, a VA-típusú endomikorrhiza gombák mind a sivatagi xerofita növényzet, mind pedig a mocsári növényzetnek egyaránt szimbióta partnerei, ugyanakkor azonban egyértelműen bizonyított (SAIF, 1981), hogy ezek a szervezetek igen érzékenyek az oxigénre (MANJUNATH et al., 1981). Amennyiben a nedvesség nem tartalmaz megfelelő mennyiségű vízben oldott oxigént, illetve a talajoldattal nő a benne lévő toxikus anyagok (Mn, H₂S, szerves savak, stb.) mennyisége, a magas talajnedvesség-tartalom káros lehet. A talajnedvességtartalma szelekciót válthat ki a gazdanövényvel társult endofiták faji összetételében.

Mint a talajban élő mikrobiális közösségek általában, az endomikorrhiza gombák előfordulására lényeges befolyást gyakorolnak a talajkémiai sajátosságok. Közülük is igen fontos jelentősége van a pH-nak. Az extrém kémhatási körülményekre az endofita szimbioták faji hovatartozásuk és természetes élőhelyük pH viszonyaitól függően eltérően reagálnak. SIQUEIRA és munkatársai (1982) in vitro, agarlemezen vizsgálták a pH hatását három VA-endofita faj (*G. coralloidea*, *G. heterogama*, *G. mosseae*) spóráinak csírázására. Azt találták, hogy a

felsorolás sorrendjében pH 5, 6, 7 az optimális kémhatás. DANIELS és TRAPPE (1980) szerint a *Glomus epigeum* spóráknak több mint 40 %-a csírázik pH 4,8-8,0 közötti közegben, az optimális pH 7,0 volt. SPARLING és TINKER (1978) füves növénytakaró alatt nem találtak lényeges különbséget az endomikorrhizas fertőzés gyakoriságát tekintve 4,9-6,2 pH viszonyok között. Az extrém kémhatás viszonyok kedvezőtlenek lehetnek közvetve is azáltal, hogy elősegítik a különböző toxikus vegyületeknek (nehézfémek, mangán, stb.) a talajoldatba való kerülését, amelyekkel szemben a különböző endofiták érzékenyek (HEPPER & SMITH, 1976). Vannak olyan megfigyelések is, amelyek szerint igen alacsony pH viszonyok mellett (pH 3,5) is kimutatható az infekció (VOSATKA, 1989).

Mindemellett a vizsgálatokból kitűnik, hogy a pH mint jelentős élőhelyi tényező, elsősorban az endofiták faji összetételét befolyásolja, de extrém körülmények között hatást gyakorol az infekció gyakoriságára is. Egyes szerzők szerint (SIQUEIRA et al., 1982) a talaj pH viszonyai befolyásolják a VA-endofiták spóráinak csírázását, s részben ez magyarázatul szolgál az infekció érzékenységre az alacsony talajkémhatással szemben.

A talaj humusztartalma és az endomikorrhiza gombák elterjedése között számos kutató keresett összefüggést. Az alacsony szervesanyag-tartalmú trópusi talajokban (0,5 %-os) humusztartalom mellett a spórák csak elvétve találhatók, 1-2 % humusztartalom mellett ugyanakkor a spórák mennyisége korrelációt mutat a szervesanyag-tartalommal (SHEIKH et al., 1975). A mérsékelt égöv talajaiban, ahol a humusztartalom ennél jóval magasabb is lehet, ilyen összefüggést nem figyeltek meg, bár a szerves trágyázás kedvezően befolyásolta a mikotrofiás együttélést (JOHNSON & MICHELINI, 1974).

Hasonlóan a talajbiota más képviselőihez, a talajba kerülő, valamint a növény által felvett növényvédelmi vegyszerek eltérő hatást fejtenek ki az endomikotrofiás szimbiózisra. TRAPPE és munkatársai (1984) részletes elemzést nyújtanak a különböző kémiai összetételű peszticideknek a VA-endofitákra gyakorolt hatásával kapcsolatban. E vegyületek általában toxikusak, a toxicitás foka függ egyrészt a kemikália felépítésétől, másrészt pedig a vizsgált VA-mikorrhiza gombák faji hovatartozásától. Leginkább a szisztémikus fungicidek (tiobendazol, benomyl, triadimefon, stb.) gátolják a mikotrofiás szimbiózis kialakulását, ami egyértelműen következik abból, hogy ezeket a vegyületeket a gombakártevőkkel szemben alkalmazza a mezőgazdasági gyakorlat (BAGYARAJ, 1991).

Eltérően hatnak a VA-mikotrofiás szimbiózis kialakulására a különböző műtrágyaféleségek is. A kutatók (HAYMAN, 1987; MENGE, 1984; ALEXANDER & FAIRLEY, 1983) egyetértenek abban, hogy a nagy nitrogéndózisok, illetve a magas, felvehető nitrogéntartalom, nem kedveznek a VA-mikorrhizas szimbiózis kialakulására. DAVIS és YOUNG (1985) szerint a nitrát-nitrogén jóval toxikusabb, mint az ammónium.

A fentiekől eltér a foszfor hatása az endomikorrhiza gombák gyakoriságára. Egyértelműen bizonyított, hogy az endomikorrhiza gombákkal fertőzött gyökér foszforfelvevő képessége jelentősen megnövekszik olyan növényi egyedekhez viszonyítva, amelyek nem rendelkeznek VA-mikotrofiával. A kutatók többségének véleménye szerint a foszforműtrágyázás kedvezőtlenül befolyásolja a VA-mikorrhiza gombákkal való fertőzöttség gyakoriságát (PORTER et al., 1978; STRIBLEY, 1987), azonban előfordulnak ellentmondó irodalmi forrásmunkák is. A felvehető foszfortartalom mennyisége és az infekciós ráta függ az egyes növényi kul-

túraktól is. LIPPMANN és munkatársai (1987) a zab- és lucernanövények esetében tenyészedény-kísérletekben negatív korrelációt figyeltek meg a felvehető foszfor mennyisége és az infekció gyakorisága között. Ugyanakkor a búza esetében nem volt kimutatható ilyen egyértelmű negatív összefüggés.

MUROMCEV és munkatársai (1986) VA-mikorrhiza gombák eltérő reakcióját hangsúlyozzák a talaj foszfortartalmára. Zab jelzőnövénnyel beállított tenyész-edény-kísérleteikben részben jelzés nélküli, részben ^{33}P -al jelzett trikálcium-foszfátot alkalmaztak. az infekciós gyakoriság és vele a növényi hozam is az oltóanyagként alkalmazott *Glomus* törzsek függvényében jelentősen változott. Abból kiindulva, hogy a jelzett foszfor a növényben is kimutatható volt, feltételezik, hogy az endomikorrhiza gombák mobilizálni tudják a talaj nem vízoldható foszfátjait. Hasonló következtetésekhez jutottak más kutatók is (MURDOCK et al., 1967; POWELL & DANIEL, 1978). Ugyanakkor vannak olyan feltételezések is, amelyek szerint a VA-gombák nem tudják a vízoldhatatlan foszfátokat közvetlenül mobilizálni. TINKER (1975) véleménye szerint itt egy rendkívül sokoldalú mechanizmus érvényesül, amelyre befolyást gyakorolnak mind a különböző növényfajok, mind pedig az endofita szimbionták. A bojtosgyökerű növények igen kiterjedt gyökérhálózattal rendelkeznek, ugyanakkor a gumós és gyökérnövényekről ez kevésbé mondható el. A gomba foszforfelvételét befolyásolja az általa megnövelt felvevő terület, kelátképzés az oldhatatlan foszfátokkal, a pH csökkenése a mikorrhizás gyökér mikrozonáiban és más tényezők. McDONALD & LEWIS (1978) a citokémiail vizsgálatok alapján megállapították, hogy a *Glomus* nemzetséghez tartozó endofiták savas foszfatáz enzimet termelnek és választanak ki a gyökérrégióba.

A növényi makrotápanyagok mellett fontos szerepet visznek a VA-mikotrofiás együttélés létrejöttében a talajba kerülő különböző szervesen vegyületek. Közülük is elsősorban a nehézfémek érdemelnek említést.

A VAM szimbiózis a foszfor mellett növeli a növények mikroelem- és nehézfémfelvételét, ha ezek hiányban vannak (LAMBERT et al., 1979; BENSON & COVEY, 1976; GILDON & TINKER, 1983; HEGGO et al., 1990). A mikorrhizás növények magasabb Zn- és Cu-tartalma a VAM-nak tulajdonítható (KOTHARI et al., 1990). A mikroelemek közül leginkább a cink felvétele tanulmányozott (SHARMA & SRIVASTAVA, 1991; FABER et al., 1990). Zn-, Cu- és Mn-adagolás bizonyos koncentrációkban javította a gyökérekolonizációt, a sporulációt és az infektiiv propagulumok számát egy *Glomus* fajnál (SREENIVASA & BAGYARAJ, 1988). WEL-LINGS és munkatársai (1991) vizsgálatai szerint a VA-mikorrhiza növeli a Zn-felvételt, de egy bizonyos (15 mg/kg) talaj cinktartalomnál a fém toxikussá vált a gombára, csökkentette a kolonizációt és a növény növekedését.

Más szerzők szerint a mikroelemek, néhány nehézfém és a toxikus elem felvételét és a gazdanövényhez történő szállítását a VA-mikorrhiza gombák elősegítik (GILDON, 1981). A fitotoxicitás kompenzálódhat, mert változik a makroelemek felvételétől. Egy tanulmányban kifejtették, hogy a VA-mikotrofizmusnak negatív hatása van a növény növekedésére, ami a toxikus fémek megnövekedett felvételének következménye. Az endomikorrhiza legnagyobb mértékben a hajtás Cu- és Ni-tartalmát növelte, ezt követte a Pb, Zn és Fe, míg nem hatott a kobaltra (KILLHAM & FIRESTONE, 1983).

Több szerző leírja, hogy a nehézfémek nagy dózisokban toxikusak a VA-mikorrhizára. Gátolják a VAM gombaspórák csírázását és a szimbiózis kialakulását különböző kultúrnövényeken (GIL-

DON & TINKER, 1983; HAPPER & SMITH, 1976; HAPPER, 1979; MOSSE & STRIBLEY, 1981).

KOOMEN és munkatársai (1990) úgy találták, hogy a nehézfémek nem elfojtják, csak késleltetik a mikorrhizás infekció kialakulását, amelyet a fémtoleeráns gombák okoznak. Magas fém-tartalmú talajoknál is működik az ökológiai önszabályozó mechanizmus, melynek megfelelően olyan ökotípusok szelektálódnak ki, amelyek fokozott ellenálló képességgel rendelkeznek a toxikus anyagokkal szemben (GILDON & TINKER, 1983; PANAMPERUA, 1972; GILDON, 1981).

Található néhány olyan irodalmi forrásmunka, amely szerint egyes endomikorrhiza gombák megvédhetik a növényt a nehézfémek káros hatásától. Ericoid mikorrhizával fertőzött *Calluna vulgaris*-nál úgy találták, hogy a Zn és Cu a gyökerekben akkumulálódott, a gomba mintegy "védte" a hajtást a magas fémkoncentrációtól (BRADLEY et al., 1981). WEISSENHORN és munkatársai (1991) nagy mennyiségű nehézfémterhelést alkalmaztak, aminek eredményeként csökkent a VA-endofiták infekciós gyakorisága és intenzitás kukoricán, ugyanakkor a hajtás Cd- és Zn-koncentrációját a mikorrhizás kölcsönhatás csökkentette. GLANTE (1990) szerint a VA-endofiták a jobb ásványianyag-ellátás következtében növelik a gazdanövény stressz-tűrő képességét. Szennyezett, az ipar által tönkretett talajokban a VA-mikorrhizának toxicitást csökkentő hatását mutatták ki SAFIR és munkatársai (1990). Szennyvízzel öntözött kísérletekben úgy találták, hogy a VA-gombák előnyösek a növény és szennyvizek megtisztítása szempontjából egyaránt.

A gazdanövény hatása a VA-mikorrhizás szimbiózisra

Ahogy az előzőekben már utaltunk rá, a növényvilágban az endofita mikorrhiza szimbiózis rendkívül el van terjedve, s csak kivételnek számít néhány olyan növénycsalád, amelyeknél a VA-mikorrhizás együttéléséről nincsenek adataink. A mezőgazdasági és kertészeti kultúrnövények úgyszólván mindegyike képes szimbiózisra a VA-gombákkal, bár az infekció gyakoriságát tekintve különbségek vannak mind a gazdanövények, mind pedig a gomba szimbioták faji hovatartozását illetően. A mezőgazdasági természetben lévő növények közül leginkább a *Gramineae*, *Leguminosae*, *Solanaceae* és *Rosaceae* családokhoz tartozó fajoknál leggyakoribb a VA-mikotrofia (HAYMAN, 1987). Az egyes növényfajokon belül a különböző fajták eltérő mértékben képesek a VA-mikotrofiás együttélésre (SCHENCK & KINLOCH, 1980; GUPTA, 1991). Érdekesek, bár ellentmondóak azok a kísérleti eredmények, amelyekben VA-mikotrofiás szimbiózisra képes, valamint ilyen együttélést nem folytató növényekkel folytattak. Számos szerző (BEVEGE & BOWEN, 1975; IQBAL & QURESHI, 1976; OCAMPO et al., 1980; GLENN, 1982, stb.) vizsgálta, hogy a két növénycsoport kevert tenyészetben történő vetése miként befolyásolja a szimbiózis kialakulását az első csoporthoz tartozó növényeknél. Egyesek közülük úgy találták, hogy a VA-szimbiózisra nem képes növények gátolják a VA-mikotrofiás szimbiózist és a sporulációt a napraforgó gyökérzeté, feltételezéseik szerint toxikus gyökérvadékaik révén. Ugyanakkor mások nem figyeltek meg ilyen kedvezőtlen hatást hasonló kísérleti körülmények között.

Vannak olyan megfigyelések is, amelyek szerint kevert kultúrákban olyan növények gyökérzetén is kolonizálnak a VA-endofiták, amelyeknél külön-külön

vetve nem figyeltek meg ilyen együttélést. BAGYARAJ (1991) szerint ilyen kölcsönhatások vizsgálata sok ellentmondást rejthet magában. Két növény együttes vetése megváltoztatja az életfeltételeket, így a gyökérszövet tömegét és elhelyezkedését, valamint a növényi tápanyagok felhasználását. Ez nehezen tesz lehetővé minden kritikát kiálló összehasonlítást, különösen tenyészedény-kísérletekben. az értékelést nehezíti a hajszálgökök eltérő gyakorisága s azok hosszának különbségei az összehasonlított növénycsoportok esetében. Feltételezhető ugyanis, hogy azok a növények, amelyeknek a gyökérszövetén a gyökérszőrők sűrűn helyezkednek el, s nagy területet szőnek át, kevésbé vannak ráutalva a mikotrofiás szimbiózisra, mint amelyek ettől eltérő gyökérszettel rendelkeznek. KRISHNA és munkatársai (1985) szerint az egyes növényfajok genetikai tulajdonságai is befolyásolják a VA-szimbiózis kialakulását, illetve annak szerepét a növény életében.

A VA-mikorhiza gombák és más talajmikroorganizmusok kölcsönhatása

Megkülönböztetett figyelmet váltott ki a kutatók körében a pillangósvirágú növények VA-mikorhizás szimbiózisa. Ezek a növények evolúciós szempontból pioner növényeknek tekinthetők, mivel a gyökérgümőkben élő nitrogénfixáló rhizobium szimbioták részben vagy teljes egészében biztosítják nitrogén igényüket, s így kevésbé függenek a talaj felvehető nitrogéntartalmától. A mikorhiza gombák viszont a másik nélkülözhetetlen tápelem, a növény foszforhiányának biztosításában visznek szerepet. Ilyenformán a különböző gyökérszimbioták kedvező feltételeket biztosítanak fennmaradásukhoz és sikerrel versenyeznek több más növénycsoporttal szemben. YOUNG és munkatársai (1990) szója jel-

zőnövényvel végzett szabadföldi vizsgálataik során két *Glomus* endofitával és rhizobiummal kezelték az említett növényt. A kombinált oltás jelentős többlethozamot eredményezett mind a kontrollhoz, mind pedig azon kezelésekhez viszonyítva, amelyeknél külön-külön alkalmazták az említett két szimbiotát. VEJSADOVÁ és munkatársai (1989) ugyancsak olyan következtetésekhez jutottak, hogy a különböző VA-endofiták pozitívan befolyásolják a szója gyökérgümők nitrogén aktivitását, a növényi biomasszát, valamint a föld feletti rész és a gyökérszövet egymáshoz viszonyított arányát.

BAGYARAJ (1991) szerint a pillangós virágú növényeknél a VA-mikotrofiás együttélés mind számarányát, mind életani jelentőségét tekintve kiemelkedő, számos más növénycsoporthoz viszonyítva. Magyarországon elsőként VÖRÖS és munkatársai (1993a,b) közöltek adatokat együttes *Rhizobium* VA-mikorhizás szimbiózisról a borsónövény gyökérszövetén. A szerzők kimutatták, hogy a rhizobiumos oltás nem csupán a gümőképzésre volt kedvező hatással, de a VA-mikotrofiás infekció gyakoriságára is.

Egyes megállapítások szerint a VA-mikorhizás infekció fokozza az *Azotobacter* és más nitrogénfixáló mikroorganizmusok szaporodását a gyökérszövetben. Ugyanakkor ismeretesek olyan adatok is (YOUNG et al., 1990), melyek szerint a VA-endomikorhiza gombák elősegítik a vízoldható foszforvegyületeket mobilizálni képes mikrobák aktivitását. Mivel a különböző gyökérbetegségek általában tápanyaghiányra vezethetők vissza, ezzel is magyarázható, hogy az intenzív VA-mikorhizás infekció fokozza a növények ellenálló képességét a különböző gyökérszimbioták gombákkal szemben. SECILIA és BAGYARAJ (1987) arról közölnek adatokat, hogy a VB-mikorhizás növények gyökérszövetében magas az antagonista aktinomyceták

előfordulási gyakorisága, s az általuk szintetizált antibiotikumok fokozzák a növény betegségekkel szembeni ellenálló képességét.

A szimbiózis mechanizmusa a gomba és a gazdanövény között

A szakemberek körében nagy érdeklődést váltott ki a VB-mikorrhizas inféció mechanizmusának megismerése. BAGYARAJ (1991) szerint a gyökérfelülettel kontaktusba kerülő hifák az epidermisz és a külső kéregsejtek belsejében kacsot képeznek, vagy áthidalhatják ezeket a sejteket és így jutnak be az alattuk elterülő mélyebb sejtrétegekbe. Ezt követően a hifák a kéregsejtek sejtközötti járataiban, illetve ezekben a belsejében növekednek, de a merisztéma és az endoderma sejtekbe nem hatolnak be. Az egyes kéregsejtekbe nyúló specilális hifák képezik az egyszerű struktúrát, az arbuszkulumot. Feltehetően ezek biztosítják a fiziológiai kölcsönhatást a gazdanövény és a gomba között. Az arbuszkulumok 4-15 napon át figyelhetők meg, ezt követően feloldódnak, feltehetően a növény megemészti azokat. Egyes feltevések szerint ilyen úton történik a gomba által mobilizált foszfor átadása a növénynek (MISUSZTIN & EMCEV, 1984). COX és munkatársai (1975), valamint TINKER (1982) cáfolják ezt a feltételezést. Izotóp indikációval nyert adtaik szerint ugyanis a gomba által felvett foszfor csak csupán alig több, mint fél százalék jut a növénybe az arbuszkulumok feloldódásával. Szerintük kell lennie más életteni mechanizmusnak is, ahol a foszfátadás végbemegy. A gomba hifáiban és citoplazmájának vakuolumaiban polifoszfát szemcséket figyeltek meg, azonban ilyen képződmények az arbuszkulumok ágacskáiban nem voltak kimutathatók. Ugyanakkor ezek az ágacskák

savas és lúgos foszfatáz enzimeket tartalmaznak.

Amint már korábban is említettük, a VA-endofita gombák sejtjeinek jellegzetes képződményei a vezikulumok. Egyes esetekben 1 cm hosszú gyökérdarabkában akár 500 ilyen hólyagocska is előfordul, amely nincsen válaszfallal elkülönítve a hifától, s nagy mennyiségben tartalmaz lipid anyagokat (BOWEN, 1987). Elsősorban a gyökér azon részeiben fordulnak elő tömegesen, amelyek már nem vesznek részt a tápanyagfelvételben. Feltehetően azoknak az asszimilációs termékeknek a tárolására szolgálnak a vezikulumok, amelyeket a gombának juttat a növény.

A VA-mikorrhiza gombák talajban való mozgását és szaporodását számos szerző vizsgálta. BUWALDA és munkatársai (1984) matematikailag modellezték az inféciós pontok gyakoriságának dinamikáját a gyökér különböző részein. BEVAGE és BOWEN (1975) részletesen elemezték az egyes inféciós pontok gyakorisági rátáját, valamint a gyökér különböző pontjainak érzékenységét az inféció kialakulására.

A VA-mikorrhiza gombák elterjedésénél BAGYARAJ (1991) aktív és passzív mozgásformákat különböztet meg. Aktív elterjedés alatt a gombahifák, illetve a növényi gyökérszövet növekedése következtében végbemenő terjedést érti a szerző. POWELL (1979) szerint egyes VA-endofita gombáknál a hifák évente közel fél méter távolságban terjedhetnek azok rendszertani hovatartozásától, a növénytakaró minőségi és mennyiségi összetételétől és egyéb tényezőktől függően. Amennyiben a növénytakaró olyan fajokból tevődik össze, amelyek nem élnek mikotrofiás szimbiózisban a VA-gombákkal, az aktív terjeszkedésnek nincs meg a lehetősége. A bojtosgyökérrel rendelkező pázsitfüveknél a terjeszkedés jóval gyorsabb, mint a gumós és gyökérnövényeknél.

A fenti terjeszkedési formánál jelentősebb a passzív terjeszkedési mód, amelyben szerepet visznek mind biotikus, mind pedig abiotikus tényezők. Az első csoporthoz sorolják a talajfauna különböző képviselőit, amelyek a bélcatornájukban, vagy a testfelülethez tapadva nagy távolságra képesek eljuttatni a spórákat. Csírázóképes VA-mikorrhiza spórákat kimutattak a talajban élő ízeltlábúak (MCILVEEN & COLE, 1976) és más rovarok, de a madarak és az emlős állatok (MCMAHON & WARNER, 1984) fécésében is. Rendkívül fontos szerepet visznek a VA-mikorrhiza gombák spóráinak terjedésében a különböző természeti tényezők, elsősorban a szél és a vízerózió.

A különböző mezőgazdasági termények - mindenekelőtt a zöldségfélék, gyökér- és gumós növények - betakarítása és szállítása is szerepet játszhat a VA-endofiták spóráinak terjedésében ugyanúgy, mint az élő növények palántáinak, hajtásainak szétültetése.

A VA-endofita gombák rekolonizációja az ipar által tönkretett területeken

Rendkívül érdekes ilyen szempontból a geológiai mélyszintekből felszínre kerülő bányászati hányóföldek revegetációjának kérdése. A sokszor többszáz métert is elérő geológiai mélyszintekből a felszínre kerülő hányóföldek talajbiológiai szempontból gyakorlatilag sterilnek tekinthetők. Tájökológiai szempontból igen fontos követelmény az ilyen területek revegetációja és hasznosítása, amelyet részben különböző környezeti tényezők, részben pedig a hányóföldek kémiai és fizikai sajátosságai határolnak be (TROFIMOV et al., 1979; STYS et al., 1981; SZEGI et al., 1983 stb.). Talajtani szempontból sajátos problémát jelent ezeknek a holt kőzeteknek talajmikrobiológiai rekolonizációja, amely mindenekelőtt ugyancsak a hányóföldek sa-

játosságainak, az antropogén hatásoknak, valamint a környező bolygatatlan területek hatásának függvényében megy végbe (NAGYNÉ, 1978; BUTI, 1983; SZEGI, 1983 stb.).

A VA-endofita gombák megtelepedése az ipar által roncsolt felszínen elsősorban a revegetáció fokától függ (DAFT et al., 1975). Rekolonizációjuk gyorsaságát befolyásolja a légmozgás, a felszíni vizek mozgása ugyanúgy, mint a növényi tápanyagok mennyisége a hányókban. Az ipar által roncsolt felszín gyakran tartalmaz különböző toxikus anyagokat, amelyek kedvezőtlenül befolyásolják mind a gazdanövények, mind endofita szimbiontaik fejlődését. Bizonyos körülmények között toxikus nehézfémek, más esetekben a nagy kéntartalom jelent problémát, amely a hányók szélsőséges elsavasodását eredményezi. Így nem ritka a pH 2 körüli kémhatás sem, amely részben élettani szempontból kedvezőtlen a vegetáció kialakulására, de nagymértékben fokozza a toxikus elemek oldatbakerülését is. LAMBERT és COLE (1980) szerint a *Glomus tenue* különböző ökotípusai adaptálódtak a szélsőségesen extrém pH viszonyokhoz, s ezek közül egyesek már pH 2 kémhatású hányóföldben is kolonizálják a savtűrő növények gyökérzetét.

MURONTSEV és munkatársai (1986, 1987) a Szentpétervár alatti bányákban tanulmányozták a *Glomus* nemzetséghez tartozó endofiták megtelepedését. Megállapították, hogy az infekciós gyakoriság és a növényi zöldtömeg között pozitív korreláció figyelhető meg az árpa és bükköny esetében. Saját szabadföldi betongyűrűs tenyészedény-kísérleteink (VÖRÖS & SZEGI, 1991, 1992) szerint nem csupán a hányóföldekből, de a közismerten nagy sótartalmú erőművi pernyéből is kimutathatók a *Glomus* és *Scutellospora* nemzetséghez tartozó VA-endofiták az árpa és kukorica gyökérzetén néhány év után. A gyakorisági és sporu-

lációs értékekre a különböző hányó föld típusok, a tápanyagtartalom, valamint a kísérleti növényfajok egyaránt befolyást gyakorolnak.

A VA-mikorrhiza endofiták felhasználása talajoltás céljából

A modern talajbiotechnológiai módszerek alkalmazása számos esetben sikerre vezetett a talajtermékenység mikrobiológiai módszerekkel történő fokozását illetően. Így világszerte sikerrel alkalmazzák a nagy hatóképességű rhizobiumkészítményekkel történő oltást, amely feleslegessé teszi vagy számottevően mérsékeli a nitrogéntartalmú trágyák alkalmazását a pillangós virágú növények termesztésénél. Más baktériumokkal (*Azotobacter*, *Azospirillum*) folynak reményekre jogosító kísérletek, különösen trópusi körülmények között (DÖBEREINER, 1992). Joggal vetődik fel a kérdés, hogy mennyiben lehetséges endomikorrhizás oltással a növények hozamát fokozni, elsősorban a talaj foszfor-készletének jobb kihasználása révén. E probléma megoldását számos tényező nehezíti. A legnagyobb nehézséget az okozza, hogy eltérően más talajmikroorganizmusoktól, a VA-mikorrhiza gombák obligát szimbioták, azaz mesterséges tápközegben nem szaporíthatók. Ennek oka - feltételezhetően - a gomba és a gazdanövény közötti szimbiózis mechanizmusának hiányos ismeretében keresendő. Feltételezhetően a gomba olyan biológiailag aktív anyagot kap a gazdanövénytől, amelyet a mesterségesen összeállított tápközegek nem tartalmaznak. Mindeztől eddig nem vezettek eredményre azok a kísérletek sem, amelyeknél növényi szövettenyészetekben próbálták az említett endofitákat elszaporítani. Ez a nehézség nagymértékben gátolja a VA-mikorrhiza gombákkal történő

talaj- illetve növényoltás széles körű elterjedését.

Mindazonáltal számos kísérletet folytattak a szerzők, amelyeknél a VA-endofitákkal fertőzött növényi gyökerek a fertőzött gyökér, a vele közvetlen kontaktusban lévő talaj, valamint a talajból szelektált spórák keveréke képezte az oltóanyagot. Ilyen készítmények ma már egyes országokban kereskedelmi forgalomban is előfordulnak. A legelterjedtebb szaporítási mód, amely alkalmas a különböző taxonómiai egységekhez tartozó endofita gombák növényre kifejlesztett hatásának összehasonlítására is, a talajból kiválasztott és identifikált spórák növényi gyökérezeten történő elszaporításán alapszik. E célra sterilizett talaj, kvarchomok, különböző agyagásványok szolgálnak, míg gazdanövényként kukoricát és különböző kalászosokat alkalmaznak. YOUNG és munkatársai (1990) a kukorica gazdanövényt 60 napot át tenyésztették, majd a talajjal együtt 20 napon át szárították. Ilyenképpen az oltóanyagként alkalmazott talaj minden grammja 50, *Glomus* nemzetséghez tartozó klamidospórát tartalmazott. A növény VA-hifákkal fertőzött gyökérezetének felaprítása (0,5 cm-es darabok) ugyancsak oltóanyagként szolgált. A szerző által tenyészedényekben nyert pozitív kísérleti eredmények azonban nem vihetők át mechanikusan a szabadföldi viszonyokra.

Az egyes fajok, illetve törzsek teljesítőképességének (infekciós gyakoriság, sporuláció, növényi hozam) elbírálásához steril oltási kísérletek elengedhetetlenek. Ilyen kísérleteknél nem csupán a növény felneveléséhez szükséges közeget (talaj, kvarchomok, stb.) szükséges sterilizálni a tenyészedényben, de az elvetendő magvak és az oltásra szolgáló klamidospórák és sporokarpiumok felületét is. Míg a talaj és a növényi magvak sterilizására ma már kipróbált eljárások ismertek (SZEGI, 1979), addig az utóbbiak sterilizációs módszerei kevésbé ismertek. Ugyanis ezek-

nek a viszonylag nagy méretű kitaró képleteknek a felületén előfordulhatnak különböző talajmikroorganizmusok és növénypatogén gombák spórái. A VA-endomikorrhiza gombák spóráinak sterilizálására MOSSE (1962) dolgozott ki eljárást. E szerint az oltóanyagként felhasználásra kerülő spórákat steril órávegre helyezik, s ezt követően 3-10 percre Twin 80 oldatot visznek rá. Ezután 2 %-os kloramin T oldatban tartják a spórákat, majd a sterilizációs eljárás streptomycin oldattal történő mosással zárul (200 mg/l). Több módszer ismeretes arra nézve, hogy milyen módon fertőzhető a növényi gyökerek a spórákkal steril körülmények között (ZOLNIKOVA et al., 1992).

Minden valószínűség szerint (PONDER, 1979; MUROMTSEV et al., 1986) az ipar által tönkretett területfelszínnek, különösképpen a bányászati hányóföldek rekultivációja során az endomikorrhizas oltás távlatilag hasznosítható lesz. Ugyanakkor látni kell azt is, hogy e területen számos kérdés vár megoldásra. Közülük is a legfontosabbak a revegetációban résztvevő növényi közösségek optimális gombapartnereinek kiválasztása, a hányóföldek kémiai és fizikai tulajdonságai, valamint a VA-mikorrhizas infekció kölcsönhatásának kutatása stb.

A kérdéssel foglalkozó kutatók egyetértenek abban, hogy a VA-mikorrhizas oltás gyakorlati hasznosítása további kísérleteket igényel. Az eddig lefolytatott és pozitív eredményekkel zárult kísérleteket az esetek túlnyomó többségében tenyészedényekben végezték, s egyértelműen kiugró infekciós gyakorisági és termésközpontú hatásokat előzőleg sterilizált talajokban észleltek, amelyekben a bonyolult mikrobiális kölcsönhatásokat kizárták. Ezek jövőbeli vizsgálata elengedhetetlenül szükséges, mivel nem csupán a mikrobiális életközösségek különböző tagjai gátolhatják vagy serkenthetik

a VA-mikotrófia kialakulását az egyes endofiták között és a gazdanövény gyökérzetén való megtelepedést illetően. Egyes szerzők (WILSON, 1984) a több endofita fajt tartalmazó polivalens oltóanyag előbbségét hangsúlyozzák a monokultúrából készült oltóanyaggal szemben. További tanulmányozást igényel a különböző gazdanövény fajok rezisztenciájának, illetve szenzibilitásának kérdése. Meglehetősen tisztázatlan egyes VA-gombák állítólagos fitopatogenitásának kérdése, az ezt a jelenséget kiváltó okok. Tovább kell tökéletesíteni a VA-mikotrófiás oltóanyag előállításának technológiáját is. Rendelkezünk ismeretekkel (TOMMERUP, 1983 és mások), azonban tovább kell vizsgálni a spórák nyugalmi állapotát, illetve csírázásukat befolyásoló tényezőket. A felsorolt kérdések megoldásában történő továbblépés adhatja meg az alapot a mikotrófiás talaj-, illetve növényoltás elterjedésének gyakorlati megvalósításához.

Irodalom

- ABBOTT, K. L. & ROBSON, A. D., 1979. A quantitative study of the spores and anatomy of mycorrhizas formed of *Glomus* with reference to its taxonomy. *Aust. J. Bot.* **27**. 363-375.
- ALEXANDER, I. J. & FAIRLY, R. I., 1983. Effects of nitrogen fertilization on populations of fine roots and mycorrhizas in spruce humus. *Plant & Soil*. **71**. 49-53.
- AMES, R. N. & SCHNEIDER, R. W., 1979. *Entrophosphora*, a new genus in the *Endogonaceae*. *Mycotaxon*. **8**. 342-352.
- BAGYARAJ, J., 1991. Ecology of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae. In: *Handbook of Applied Mycology. I. Soil and Plants*. 3-169. M. Dekker. New York-Basel-Hong Kong.
- BENSON, N. R. & COVEY, R. P., 1976. Response of apple seedlings to zinc fertilization and mycorrhizal inoculation. *Hortiscience*. **11**. 252-253.

- BERKELEY, M. J., 1936. Root rots of the strawberry. *Canad. J. Res.* **14**. 306-317.
- BEVEGE, D. I. & BOWEN, G. D., 1975. Endogene strain and host plant differences in development of vesicular - arbuscular mycorrhizas. In: *Endomycorrhizas* (Eds.: SANDERS, F. E., MOSSE, B. & TINKER, P. B.). 77-86. Academic Press. London.
- BOWEN, G. D., 1987. The biology and physiology of infection and its development. In: *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. (Ed.: SAFIR, G. E.). 27-58. CRC Press, Inc. Boca Raton, Fl.
- BRADLEY, R., BURT, A. J. & READ, D. J., 1981. Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*. *Nature*. **292**. 335-337.
- BUTI, I., 1983. Species composition of Streptomyces flora on recultivated refuse dump at Gyöngyös-Visonta. In: *Recultivation of Technogenous Areas* (Ed.: SZEGI, J.). 213-218. Mátraalja Coal Mining Co., Gyöngyös.
- BUTLER, E. J., 1939. The occurrence and systematic position of the vesicular-arbuscular type of mycorrhiza. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **12**. 274-301.
- BUWALDA, J. G., STRIBLEY, D. P. & TINKER, P. B., 1984. The development of endomycorrhizal root systems. V. Detailed pattern of development of infection and the control of infection level by host in young leek plants. *New Phytol.* **96**. 411-427.
- COX, G. et al., 1975. Ultrastructural evidence relating to host-endophyte transfer in vesicular-arbuscular mycorrhiza. In: *Endomycorrhizas*. (Eds.: SANDERS, F. E., MOSSE, B. & TINKER, P. B.). 297-312. Acad. Press. London.
- DAFT, H. J., HACSAKAYLO, E. & NICOLSON, T. H., 1975. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal spoils in Scotland Pennsylvania. In: *Endomycorrhizas*. (Eds.: SANDERS, F. E., MOSSE, B. & TINKER, P. B.) 561-580. Acad. Press. London.
- DANIELS, B. A. & TRAPPE, J. M., 1980. Factors affecting spore germination of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus epigaenus*. *Mycologia*. **72**. 457-471.
- DAVIS, E. A. & YOUNG, J. L., 1985. Endomycorrhizal colonization of glasshouse grown wheat as influenced by fertilizer salts when banded or soil mixed. *Canad. J. Bot.* **63**. 1196-1203.
- DÓBEREINER, J., 1992. Trópusi mezőgazdaság és a talajbiológia. *Agrokémia és Talajtan*. **41**. 127-138.
- FABER, B. A. et al., 1990. Zinc uptake by corn as affected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant & Soil*. **129**. 121-130.
- FRANK, B. F., 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch Pilze. *Ber. d. Deut. Bot. Ges.* **3**. 128-145.
- FURLAN, V. & FORTIN, J. A., 1973. Formation of endomycorrhizae by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three different temperature regimes. *Nat. Can. (Quebec)*. **100**. 467-477.
- GERDEMANN, J. W., 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: *The Development and Function of Root*. (Eds.: TORREY, J. G. & CLARKSON, D. T.) 576-591. Academic Press. London.
- GERDEMANN, J. W. & TRAPPE, J., 1975. Taxonomy of *Endogonaceae*. In: *Endomycorrhizas*. (Ed: SANDERS, F. E., MOSSE, B. & TINKER, P. B.). Academic Press. London.
- GIBSON, J. L., KIMBROUGH, J. K. & BENNY, G. L., 1986. Ultrastructural observations on *Endogonaceae* (Zygomycetes) II. *Glaziella* ord. nov. and *Glaziellaceae* fm. nov. taxa based upon light and electronmicroscopic observation rf. *Glazi ella aurantica*. *Mycology*. **78**. 941-954.
- GILDON, A., 1981. The influence of vesicular-arbuscular fungus on the host plant uptake of heavy metals. Ph. D. Thesis. University of London. In: *Handbook of Applied Mycology. Soil and Plants*. Vol. 1. 16.
- GILDON, A. & TINKER, P. B., 1983. Interaction of vesicular-arbuscular mycorrhiza infection and heavy metals in plants. I. The effect of heavy metals on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* **95**. 247-261.
- GLANTE, F., 1990. Bedeutung von VA-Mykorrhizapilzen für Wachstum und

- Entwicklung der Kulturpflanzen. Zentrabl. für Mikrobiol. **145**. 399-409.
- GLENN, M. G., 1982. VA-mycorrhizal infection in *Brassica* a non-host. Phytopathology. **72**. 951.
- GUPTA, R. K., 1991. Drought response in fungi and mycorrhizal plants. In: Handbook of Applied Mycology. (Eds.: DILIP K. ARORA et al.). 55-75. M. Dekker. New York - Basel - Hong-Kong.
- HAPPER, C. M., 1979. Germination and growth of *Glomus caledonius* spores: The effects of inhibitors and nutrients. Soil Biol. Biochem. **11**. 269-277.
- HAPPER, C. M. & SMITH, G. A., 1976. Observations on the growth of Endogone spores. Trans. Br. Mycol. Soc. **66**. 189-194.
- HARLEY, J. L. & SMITH, S. E., 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press. London.
- HATCH, A. B., 1936. The role of mycorrhizae in afforestation. J. Forestry. **34**. 125.
- HAYMAN, D. S., 1987. VA-mycorrhizas in field crop systems. In: Ecophysiology of VA-mycorrhizal Plants. 171-193.
- HEGGO, A., ANGLE, J. S. & CHANEY, R. L., 1990. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal uptake by soybeans. Soil Biol. Biochem. **22**. 6. 865-869.
- HENNING, B. & HENNING, M., 1960. Handbuch für Pilzfreunde. G. Fischer Verlag. Jena.
- IGBAL, S. H. & QURESHI, K. S., 1976. The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations on growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.) under field conditions. Biologia. **23**. 189-196.
- JOHNSON, C. R. & MICHELINI, S., 1974. Effect of mycorrhizae on container grown Acacia. Proc. of the Florida State Hort. Soc. **87**. 520-522.
- JONES, F. R., 1924. A mycorrhizal fungus in the roots of legumes and some other plants. J. Agric. Res. **29**. 459-470.
- KENDRICK, B. & BERCH, S., 1985. Mycorrhizae: Applications in agriculture and forestry. In: Comprehensive Biotechnology. Vol. 4. (Ed.: ROBINSON, C. W.). 109-150. Pergamon Press. Oxford.
- MCDONALD, R. M. & LEWIS, M., 1978. The occurrence of some acid phosphatases and dehydrogenases in the vesicular-arbuscular mycorrhiza fungus *Glomus mosseae*. New Phytol. **80**. 135.
- MCILVEEN, V. P. & COLE, H., JR., 1976. Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps and birds. Can. J. Bot. **54**. 1486-1489.
- MCMAHON, J. A. & WARNER, A., 1984. Dispersal of mycorrhizal fungi. Processes and agents. In: VA Mycorrhizae and Reclamation of Arid and Semiarid Lands. (Eds.: WILLIAMS, S. E. & ALLEN, M. F.). 24-41. University of Wyoming Publ. Laramie.
- MENGE, J. A., 1984. Inoculum production. In: VA Mycorrhiza. (Eds.: POWELL, C. L. & BAGYARAJ, D. J.). 188-199. CRC Press, Inc. Boca Raton, Fl.
- MISUSZTIN, E. N. & EMCEV, V. T., 1984. Mikrobiologija. Kolosz. Moszkva.
- MORTON, J. B., 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification nomenclature and identification. Mycotaxon. **32**. 267-324.
- MORTON, J. B., 1990a. Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes): their role in macro- and microevolutionary processes. Mycotaxon. **37**. 493-515.
- MORTON, J. B., 1990b. Evolutionary relationship among arbuscular mycorrhizal fungi in the Endogonaceae. Mycologia. **82**. 192-207.
- MORTON, J. B. & BENNY, G. L., 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi. (Zygomycetes): A new order Glomales two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae with an emendation of Glomaceae. Mycotaxon. **38**. 471-491.
- MOSSE, B., 1962. The establishment of vesicular-arbuscular mycorrhiza under aseptic conditions. J. Gen. Microbiol. **27**. 509-520.
- MOSSE, B. & BOWEN, G. D., 1968. The distribution of Endogone spores in some Australian and New Zealand soils and in experimental field soil at Rotham-

- sted. Trans. Br. Mycol. Soc. **51**. 485-492.
- MOSSE, B., STRIBLEY, D. P. & LE TACON, F., 1981. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In: Advances in Microbiol. Ecology. Vol. 5. (Ed.: ALEXANDER, M.). 137-209. Plenum Press. New York.
- MURDOCH, C. L., JACOBS, J. A. & GERDEMANN, J. W., 1967. Utilization of phosphorus sources of different availability by mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. Plant & Soil. **27**. 329-334.
- MUROMTSEV, G. S., ZOLNIKOVA, N. V. & MARSHUNOVA, G. N., 1986. A mezőgazdasági növények vezikuláris-arbuszikuláris mikorrhizája a Szovjetunió gyeses podzol talajaiban. Agrokémia és Talajtan. **35**. 457-468.
- MUROMTSEV, G. S., ZOLNIKOVA, N. V. & MARSHUNOVA, G. N., 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhiza of agricultural crops in soddy-podzolic soils of the USSR. In: Soil Biology and Conservation of the Biosphere. (Ed.: SZEGI, J.) 873. Akadémiai Kiadó. Budapest.
- NAGYNÉ VÖRÖS IBOLYA, 1978. Talajbiológiai vizsgálatok rekultiváció alatt álló bányászati hányóföldeken. Egyetemi doktori értekezés. Eötvös Loránd Tudományegyetem. Budapest.
- OCAMPO, J. A., MARTIN, J. & HAYMAN, D. S., 1980. Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal interactions. Host and non-host plants together. New Phytol. **84**. 27-35.
- PANNAMPERUMA, F. N., 1972. The chemistry of submerged soils. Adv. Agron. **24**. 29-96.
- PEYRONEL, B., 1922. Sur la normal presenza di micorize nel grano e in altre piante coltivate e spontanea. Boll. Mens. R. Staz. d. Patol. veg. Roma. **3**. 21.
- PEYRONEL, B., 1923. Fructification de l'endophyte a arbuscules et a vesicules de mycorrhizes endotrophes. Bull. del Soc. Mycol. de France. **39**. 119-126.
- PEYRONEL, B., 1924. Specie di "Endogene" productrici mycorize endotrofiche. Boll. Mens. R. Staz. d. Patol. Veg. Roma. **5**. 73-75.
- PONDER, F., 1979. Presence of endomycorrhizal fungi in recently graded coal mine soils. J. Soil Water Cons. **34**. 186-187.
- PORTER, W. M., ABBOTT, L. K. & ROBSON, A. D., 1978. Effect of rate of application of superphosphate on populations of vesicular-arbuscular endophytes. Austr. J. Exper. Agric. Anim. Husb. **18**. 573-578.
- POWELL, C. L., 1979. Spread of mycorrhizal fungi through soil. New Zealand Agric. Res. **22**. 335-339.
- POWELL, C. L. & DANIEL, J., 1978. Mycorrhizal fungi stimulate uptake of soluble and insoluble phosphate fertilizer from phosphate-deficient soil. New Phytol. **80**. 351-358.
- RAYNER, M. C., 1935. Mycorrhizal habit in the genus Citrus. Nature. **136**. 516-551.
- REED, H. L. & FRÉMONT, T., 1934. Sur les reactions des celules des racines de citrus d'infection par les mycorrhizes. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris. **199**. 84-87.
- RICHARDS, B. L. & MCKAY, H. H., 1936. Strawberry root in Utah. Proc. Utah Acad. Sci. **13**. 17-19.
- ROSS, J. P. & RUTTENCUTTER, R., 1977. Population dynamics of two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and the role of hyperparasitic fungi. Phytopath. **67**. 490-496.
- ROUTIEN, J. B. DAWSON, R. F., 1943. Some interrelationships of growth, salt absorption, respiration and mycorrhizal development in Pinus echinata. Amer. J. Bot. **30**. 440-451.
- SABET, I. S., 1939. Cotton mycorrhiza. Nature. **144**. 37.
- SAIF, S. R., 1981. The influence of soil aeration on the efficiency of arbuscular-vesicular mycorrhizae. I. Effect of soil oxygen on the growth and mineral uptake of *Eupatorium odoratum* L. inoculated with *Glomus macrocarpus*. New Phytol. **88**. 649-658.
- SAFIR, G. R., 1987. Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida.
- SAFIR, G. R. & SIQUEIRA, J. O. & BURTON, T. M., 1990. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in a wastewater-irrigated oldfield ecosystem in Michigan. Plant & Soil. **121**. 187-196.

- SAFIR, S. R., 1981. The influence of soil aeration on the efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Effect of soil oxygen on the growth and mineral uptake of *Eupatorium odoratum* L. inoculated with *Glomus macrocarpus*. *New Phytol.* **88**. 649-659.
- SAMUEL, G., 1926. Note on the distribution of mycorrhiza. *Trans. and Proc. Royal Soc. of South Australia.* **50**. 245-246.
- SHARMA, A. K. & SRIVASTAVA, P. C., 1991. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae and zinc application on dry matter and zinc uptake of greengram (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Biol. and Fertility of Soil.* **11**. 52-56.
- SCHENCK, N. C. & KINLOCH, R. A., 1980. Incidence of mycorrhizal fungi on six field crops in monoculture on a newly cleared woodland site. *Mycologia.* **72**. 445-455.
- SCHENCK, N. C. & PEREZ, I., 1987. *Manual of the Identification of VA-Mycorrhizal Fungi.* University of Florida. Gainesville, Florida.
- SCHENCK, N. C. & SCHRÖDER, V. N., 1974. Temperature response of Endogene mycorrhiza on soybean roots. *Mycologia.* **66**. 600-605.
- SCHENCK, N. G., GRAHAM, S. O. & GREEN, N. E., 1975. Temperature and light effects on contamination and spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia.* **67**. 1189-1192.
- SECLIA, J. & BAGYARAJ, D. J., 1987. Bacteria and actinomycetes associated with pot cultures of VA mycorrhizas. *Canad. J. Microbiol.* **33**. 1069-1073.
- SHEIKH, N. A., SAIF, S. R. & KHAN, H. G., 1975. Ecology of Endogone. II. Relationship of Endogene spore population with chemical factors. *Islamabad. J. Sci.* **2**. 6-9.
- SIQUEIRA, J. O., HUBBEL, D. H. & SCHENCK, N. C., 1982. Spore germination and germ tube growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in vitro. *Mycology.* **74**. 952-959.
- SPARLING, G. P. & TINKER, P. B., 1978. Mycorrhizal infection in Pennine grassland. I. Levels of infection in the field. *J. Appl. Ecol.* **15**. 943-950.
- SREENIVASA, M. N. & BAGYARAJ, D. J., 1988. Suitable level of zinc, copper and manganese for mass production of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*. *Proc. Indian Acad. Sci.* **98**. 135-138.
- STAHL, E., 1900. Der Sinn der Mykorrhizenbildung. *Jahrb. wiss. Bot.* **34**. 539-668.
- STRIBLEY, D. P., 1987. Mineral nutrition. In: *Ecology of VA-mycorrhizal Plants.* CRC Press, Inc. Boca Raton, Fl.
- STUESSY, T., 1992. The systematics of arbuscular-vesicular fungi in relation to current approaches to biological classification. *Mycorrhiza.* **1**. 113-121.
- STYS, S., 1981. Rekultivace uzemi postizenych tebon nerostnych surovin. *SNTL Nakladatelstvi technické literatury.* Praha.
- SZÉCSI A., KÁDÁR I. & SZÁNTÓ M., 1989. Endomikorrhiza gombák izolálása kukorica alól csernozjom talajon. *Agrokémia és Talajtan.* **38**. 429-438.
- SZEGI J., 1979. Talajmikrobiológiai vizsgálati módszerek. *Mezőgazd. Kiadó.* Budapest.
- SZEGI, J., 1983. Soil biological processes as affected by recultivation in the spoil heaps of mines. In: *Recultivation of Technogenous Areas* (Ed.: SZEGI, J.). 105-111. Mátraalja Coal Mining Co. Gyöngyös.
- SZEGI, J., 1989. Erfassung des Rhizosphären-effektes, Mykorrhiza sowie phyllosphäarer Mikroorganismen. In: *Methoden der Bodenbiologie* (Eds.: DUNGER, W. & FIEDLER, H. J.). 173-181. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- SZEGI, J., VÖRÖS, I. & GULYÁS, F., 1983. Soil biological problems of the recultivation of open cut pit tips. *Zbl. Mikrobiol.* **138**. 577-583.
- TINKER, P. B., 1975. Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: *Endomycorrhizas.* (Eds.: SANDERS, F. E., MOSSE, B. & TINKER, P. B.) 357-371. Academic Press. London.
- TINKER, P. B., 1982. Mycorrhizas: the present position. In: *Trans. 12th Congress Soil Sci.* New Delhi. Vol. 5. 150-166.

- TOMMERUP, I., 1983. Spora dominance in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.* **81**, 37-45.
- TRAPPE, J. M. & SCHENCK, N. C., 1982. Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. In: *Methods and Principles of Mycorrhizal research.* (Ed.: SCHENCK, J. M.) 1-9. American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.
- TRAPPE, J. M., MOLINA, R. & CASTELLANO, M., 1984. Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. *Ann. Rev. Phytopathol.* **22**, 331-359.
- TROFIMOV, S. S., TITLYANOVA, A. A. & KLEVENSKAYA, I. L., 1979. Szisztemnij podhod k izucseniu processzov pocsvobrazovania v tehnoennüh landsaftah. In: *Pocsvobiazovanie v tehnoennüh landsaftah.* (Ed.: TROFIMOV, S. S.). Nauka. Novoszibirsk.
- VEJSADOVÁ, H. et al., 1989. Interrelationship between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, *Bradyrhizobium japonicum* and soybean plants. In: *Interrelationship Between Microorganisms and Plant in Soil.* (Eds.: VANCURA, V. & KUNC, F.) 115-123. Academia Prague.
- VOSATKA, M., 1989. VA-mycorrhiza in stands of two hardwood species on sites distributed by SO₂ emissions and strip-mine spoil banks in Northern Bohemia. In: *Interrelationship Between Microorganisms and Plants in Soil.* (Eds.: VANCURA, V. & KUNC, F.) 149-156. Academia Prague.
- VÖRÖS I. & SZEGI J., 1991. A rekultiváció során spontán betelepült endomycorrhiza flóra tanulmányozása a visontai hányóföldekben. *Agrokémia és Talajtan.* **40**, 431-442.
- VÖRÖS, I. & SZEGI, J., 1992. Studies on the colonization of recultivated mine spoils by endomycorrhizal fungi. *Zbl. Mikrobiol.* **147**, 236-243.
- VÖRÖS, I., KÖVES-PÉCHY, K. & SZEGI, J., 1993a. Interaction of VAM-fungi and Rhizobium bacteria on *Pisum sativum* in Visonta mine spoils. *Agrokémia és Talajtan.* **42**, 212-216.
- VÖRÖS, I., KÖVES-PÉCHY, K. & SZEGI, J., 1993b. Spontaneous incidence of endomycorrhizal fungi on rhizobium nodules in *Pisum sativum* sown in Spoils. *Acta Microbiol.* (In press).
- WALKER, C. & SANDERS, F. E., 1986. Taxonomic concepts in the Endogonaceae. III. The separation of *Scutellospora* gen. nov. from *Gigaspora*. *Mycotaxon.* **27**, 169-182.
- WEISSENHORN, I., LEYVAL, C. & BERTHELIN, J., 1991. VA-mycorrhizal colonization of maize in an industrially polluted soil and heavy metal transfer to the plant. In: *3rd European Symposium on Mycorrhizas. Mycorrhizas in Ecosystems-Structure and Function.* 19-23 August, 1991. 83. Sheffield.
- WELLINGS, N. P., WEARING, A. H. & THOMPSON, J. P., 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizae (VAM) improve phosphorus and zinc nutrition and growth of pigeonpea in a Vertisol. *Austral. Journal of Agric. Res.* **42**, 835-845.
- WILSON, J. M., 1984. Comparative development of infection by three vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi. *New Phytol.* **97**, 413-426.
- ZOLNIKOVA, N. V. & VOROBEV, N. I., 1992. Metodü isszledovanija gribov, obrazujuscih sz rasztenijami mikorrhizü arbuszkular-vezikularnogo tipa. VNII. Szelszkohozjajsztvnoj Mikrobiologii Szankt Peterburg. 24-27.
- YOUNG, C. C., CHEN, C. L. & CHAOI, C. C., 1990. Effect of rhizobium, vesicular-arbuscular mycorrhiza and phosphate solubilizing bacteria on yield and mineral phosphorus uptake of crops in subtropical-tropical soils. In: *Trans. Intern. Congr. Soil Sci., Kyoto, Japan, August 12-18, 1990.* Vol. 3. 55-60.

Érkezett: 1993. június 1.

SZEGI JÓZSEF és VÖRÖS IBOLYA
MTA Talajtani és Agrokémiai
Kutató Intézete, Budapest